

Faustino Sánchez Garduño,* José Luis Gutiérrez Sánchez**

La alometría, una ley de potencias ubicua en la estructura de los seres vivos

Allometry, an ubiquitous power law in the structure of living beings

Abstract | Since they exhibit a strong correlation, allometry is the study of the variation of the anatomical and physiological dimensions in all the living beings; this allows us to approach the study of the organisms as a whole, not just as the simple sum of their parts. By assuming the dynamical allometry principle, in this paper we present a controversy dealing with the relationship between the metabolic rate and the mass of the organisms (between the respective Rubner and Kleiber laws). In here, we develop a series of novel arguments to solve it in terms of the structure of selfsimilar transportation and material exchange networks. This allows us to reflect on how the allometric framework provides an argument favouring the biological evolution by means of multiple changes in the whole organisms architecture, not just as the accumulation of slight changes in this or in that organ.

Keywords | scaling, power laws, selfsimilar networks, metabolic rate, anabolism, catabolism, evolution.

Resumen | La alometría es el estudio de la variación de las dimensiones anatómicas y fisiológicas en los seres vivos en tanto se correlacionan; esto permite aproximarse a la comprensión de los organismos como un todo y no como la suma de sus partes. A partir del modelo dinámico del principio de alometría, en este trabajo se presenta la controversia sobre el escalamiento de la tasa metabólica respecto a la masa corporal (entre las leyes de Rubner y de Kleiber), se plantea una nueva argumentación para resolverla en términos de la estructura autosemejante de las redes de transporte e intercambio de material y se reflexiona sobre cómo el entramado alométrico provee un argumento en favor de la evolución biológica mediante cambios múltiples en toda la arquitectura de los organismos y no por la acumulación de pequeños cambios en este o aquel órgano.

Recibido: 29 de octubre de 2017.

Aceptado: 22 de febrero de 2018.

*Departamento de Matemáticas, Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

**Programa de Maestría en Ciencias de la Complejidad, Universidad Autónoma de la Ciudad de México.

Correos electrónicos: faustinos403@gmail.com | jose.gutierrez@uacm.edu.mx

Sánchez Garduño, Faustino, José Luis Gutiérrez Sánchez. «La alometría, una ley de potencias ubicua en la estructura de los seres vivos.» *Interdisciplina* 8, n° 20 (enero-abril 2020): 11-22.

doi: <http://dx.doi.org/10.22201/ceiich.24485705e.2020.20.71181>

Palabras clave | escalamiento, leyes de potencia, redes autosemejantes, tasa metabólica, anabolismo, catabolismo, evolución.

LA *ALOMETRÍA* estudia las relaciones en la variación de las magnitudes en los seres vivos, tanto las propias de su arquitectura corporal como las que puedan darse entre estas y las variables que cuantifican los procesos fisiológicos en un sentido amplio.

Si convenimos en que los seres vivos se autorregulan para persistir, la importancia de las relaciones alométricas radica en el hecho de que los procesos de autorregulación dependen estructuralmente, por ejemplo, del tamaño de los organismos en cuanto a longitud, volumen, masa corporal y área de la superficie de contacto con el medio. Esto último debido a que el aparato mecánico del cuerpo y las cantidades de especies moleculares deben reconstituirse con diferentes proporciones relativas para sostener el propio peso, responder a los cambios en las cargas dinámicas y mantener constante la rapidez de los procesos químicos y las correlaciones entre estas y otras variables biológicas. Todo esto refleja la forma en que se integran los diferentes niveles de organización de la materia viva.

En distintas disciplinas, es común llamar “análisis de escalamiento” al estudio de las consecuencias del cambio de tamaño, y su importancia en biología radica en la posibilidad de hallar, en tal análisis, principios suficientemente generales para describir las interrelaciones múltiples de la vida en cualquiera de sus manifestaciones: desde los procesos intracelulares de un organismo, por ejemplo, hasta los que ocurren a nivel de la interacción de cientos de miles de individuos de muy distintas especies en cualquier lugar de la Tierra.

La búsqueda de tales principios es parte de un esfuerzo por superar la visión de los seres vivos como ensambladuras de aparatos mecánicos y reacciones químicas de un hipotético “relojero ciego” —como han sido considerados desde una perspectiva radicalmente reduccionista— y describir las interrelaciones múltiples de la vida en cualquiera de sus manifestaciones porque, en principios de tal generalidad, pueden hallarse claves para comprender la ontogenia y la evolución en un mundo restringido por la validez inapelable de las leyes de la física y la química, sin necesidad de recurrir a lo que Stephen Jay Gould llamaba “leyendas adaptacionistas”.

Así, siguiendo a D’Arcy Thompson, Karl J. Niklas explica:

[...] el crecimiento en tamaño y la correspondiente forma orgánica dependen de dos tipos de información, una contenida en las ‘leyes’ físicas y químicas, y otra obtenida de ‘algoritmos genéticos’. Es innegable que los procesos físicos y químicos dependen

del tamaño. Entonces, parece razonable suponer que la operación de las leyes físicas y la sucesión de patrones ontogénicos y filogenéticos están en resonancia y que los armónicos de su interacción pueden descubrirse cuando se les ve en términos de las escalas absoluta y relativa en las que operan. (Niklas 1994, ix).

Y agrega que el análisis del escalamiento permite pasar de un enfoque básicamente fenomenológico a otro desde el cual es posible comprender con mayor profundidad los mecanismos que vinculan las formas de los seres vivos con el mundo inanimado (Cfr. Niklas 1994, ix).

Los estudios morfométricos y biomecánicos modernos tienen antecedentes que se remontan, notablemente a Galileo y —a caballo entre los siglos XVIII y XIX—, a los morfólogos racionalistas como Geoffroy de Saint-Hilaire y Georges Cuvier, fundadores de la fecunda anatomía comparada, así como a los inmensos humanistas de la *Naturephilosophie* como Johann Wolfgang von Goethe o Friedrich von Schelling, críticos del mecanicismo newtoniano imperante en su época.

Ubicuidad de las leyes de potencias

Hemos comentado en otra publicación (Gutiérrez Sánchez y Sánchez Gutiérrez 2017, 37-38), que es razonable suponer que, entre las dimensiones corporales y los procesos fisiológicos hay una relación estrecha porque muchos ocurren en lugares donde la superficie o la masa son una medida de los recursos que los organismos ponen en juego para llevarlos a cabo.

Hacia 1840 se documentan las primeras investigaciones en fisiología animal en las que se trata de relacionar dimensiones macroscópicas —la masa, M , y la superficie corporal, S — con la producción diaria de calorías, Q , como medida del metabolismo: primero, se experimenta con mamíferos cuya masa corporal cubre seis órdenes de magnitud¹ y los resultados sugieren que Q/M (la producción calórica por día, por kg), disminuye en tres órdenes de magnitud al aumentar la masa. A su vez, en 1880, Rubner² reporta evidencia experimental de que Q es proporcional a S , la superficie de contacto con el medio en perros medianos cuya masa corporal estaba entre 6.5 y 23.7 kg (aunque esta relación no incluye a perros muy pequeños, de 3.1 kg, ni muy grandes, de 30.4 kg).

Desde principios del siglo XX, los procesos de oxidación de los organismos —inherentes a la respiración celular y los procesos metabólicos— se cuantifican mediante la *tasa de metabolismo basal*, denotada comúnmente con la literal

¹ Véase Gutiérrez Sánchez. y Sánchez Garduño (2017, cuadro 1.6, p. 48).

² Véase *Ibid.* (2017, cuadro 1.5, p. 36.).

griega μ . En términos de esta variable, el resultado de Rubner, llamado *ley de superficie*, se expresa mediante la ecuación:

$$\mu = kS$$

donde k es una constante positiva. Esta ley describe cómo cambia μ —una variable que mide un proceso fisiológico que ocurre, en última instancia, a nivel celular— en función de S , una magnitud corporal macroscópica.

En fisiología animal, la dependencia entre la tasa metabólica basal y la masa corporal es particularmente importante y siempre se expresa en términos de una ley de potencias de la forma:

$$\mu = bM^\alpha$$

donde b y α son constantes (en cualquier ley de potencias, el exponente se denomina coeficiente de alometría). Nótese que la ley de potencias anterior tiene una importante propiedad: si en vez de M escribimos k_1M —lo que equivale a medir la masa corporal en otra escala— entonces, la tasa de metabolismo basal toma la forma $b(k_1M)^\alpha$, expresión que al usar la ley de los exponentes y reordenar, se rescribe así $(k_1)^\alpha bM^\alpha = (k_1)^\alpha \mu$, cuyo significado es: si la masa corporal se reescala por el factor k_1 entonces la tasa de metabolismo basal se reescala por el factor $(k_1)^\alpha$.

Ahora bien, de la expresión para μ se sigue que entre su logaritmo natural y el correspondiente de M hay una dependencia lineal con razón de cambio α ; es decir:

$$\ln\mu = \ln b + \alpha \ln M$$

Lo que significa que, al graficar los puntos de la forma $(\ln M, \ln \mu)$ en un plano cartesiano, se alinearán aproximadamente a lo largo de una recta de pendiente α .

La importancia que los estudiosos le han conferido a este parámetro es notable, y durante casi un siglo, se discutió si habría o no un único valor para el mismo o si cambiaría según el grupo de organismos que se considerara.

Por ejemplo, si los individuos crecen longitudinalmente de manera isométrica —es decir, si las proporciones entre las diferentes partes del cuerpo se mantienen, aunque aumenten de tamaño, como puede suponerse en el caso de los perros medianos del experimento de Rubner—, un argumento geométrico simple permite probar que α debe ser igual a dos tercios y, por transitividad, que la tasa metabólica depende de M según la ecuación:

$$\mu = aM^{(2/3)}$$

con a constante e igual a kb . De hecho, esta es la relación que puede obtenerse de los datos de Rubner al sustituir Q por μ .

Leyes de potencias y tasas relativas de variación

Ahora bien, si se considera la variación en el tiempo de dos variables morfométricas o fisiológicas cualesquiera, digamos $x(t)$ y $y(t)$, la tasa relativa de variación por unidad de tiempo (trv) de cada una es el cociente que resulta de dividir la razón de cambio instantánea (o derivada respecto al tiempo) entre el valor presente de la misma variable; es decir, si $trv(x(t))$ denota la tasa relativa de $x(t)$, entonces:

$$trv(x(t)) = \frac{x'(t)}{x(t)}$$

donde $x'(t)$ representa la *derivada de x respecto al tiempo*, y la hipótesis más parsimoniosa respecto a la dinámica entre $x(t)$ y $y(t)$ es que sus respectivas tasas de variación relativa sean proporcionales. Esto es:

$$trv(y(t)) = \alpha trv(x(t))$$

o, equivalentemente:

$$\frac{y'(t)}{y(t)} = \alpha \frac{x'(t)}{x(t)}$$

Y, cuando esta sencilla ecuación diferencial se resuelve, se obtiene:

$$\ln y(t) = \alpha \ln x(t) + \ln b$$

y, por consiguiente, para cada momento t :

$$y(t) = b[x(t)]^\alpha$$

y como esta relación entre x y y realmente no depende del tiempo, entre ambas hay una dependencia potencial del mismo tipo que la enunciada por Rubner sobre la base de sus experimentos, para la tasa metabólica basal y la masa corporal.

Qué significa alometría

Desde el punto de vista epistemológico, la ecuación, llamada ecuación diferencial de alometría, que postula la proporcionalidad de las tasas de variación rela-

tivas entre cualesquiera dos magnitudes morfológicas o fisiológicas, es *un modelo dinámico*—es decir, una representación matemática de cómo se interdefinen tales magnitudes— cuyo valor y pertinencia depende de su contrastación con lo que podamos observar en el comportamiento real de las variables y en la posibilidad de reflexionar sobre si es posible descubrir, con base en los supuestos y consecuencias del modelo, características no evidentes de los procesos que se estudian.

En particular, el modelo sugiere que el organismo no es una suma de partes sino que, en él, cada parte está estrechamente vinculada con todas las demás y que, entre ellas hay, por así decirlo, una armonía esencial merced a la cual un cambio en una implica cambios en cascada en todas las demás. En palabras de Ludwig von Bertalanffy:

[...] Tenemos que convenir en que la ecuación alométrica es, cuando mucho, una aproximación simplificada. Pero es algo más que un modo conveniente de representar datos. A pesar de su carácter simplificado y de sus limitaciones matemáticas, el principio de alometría es una expresión de la interdependencia, organización y armonía de los procesos fisiológicos. El organismo se mantiene vivo y [dinámicamente] estable solo porque están armonizados sus procesos. El hecho de que muchos de estos sigan alometría simple indica que se trata de una regla sencilla de la armonización de los procesos. (Bertalanffy 1972, 169-171).

Y la armonización de las partes que Von Bertalanffy ve en la universalidad de las relaciones alométricas es un argumento esencial en contra de la concepción del organismo como una superposición de partes y funciones más o menos independientes que implicaría una crítica a la visión dominante de la evolución por selección natural.

En 1917, D'Arcy Thompson ya había advertido esa debilidad del planteamiento darwiniano: al referirse a la pretensión de estudiar el sistema esquelético como una suma de huesos, sin considerar ninguna otra parte del organismo:

[...] Músculos y huesos [...] están inseparablemente asociados y conectados; se moldean unos a otros, surgen juntos y actúan y reaccionan juntos. Podemos estudiarlos por separado, pero esto es una concesión a nuestra debilidad y a la estrechez de miras de nuestras mentes. (Thompson 1992, 1019-20).

Y, más adelante, asegura que:

El biólogo, tanto como el filósofo, aprende a reconocer que el todo no es simplemente una suma de partes. Es esto y mucho más. No es un hato de partes sino una orga-

nización de partes, de partes en un arreglo natural, ajustándose a lo que Aristóteles llama ‘un solo e indivisible principio de unidad’; y ésta no es meramente una concepción metafísica sino que, en biología, es la verdad fundamental que da base a la ley de la ‘compensación’ o del ‘crecimiento balanceado’ de Geoffroy de Saint-Hilaire (o de Goethe). (Thompson 1992, 1019-20).

Y prosigue:

Sin embargo, Darwin no halló dificultad en creer que ‘la selección natural tenderá en el largo plazo, a reducir *cualquier parte* de la organización tan pronto como el cambio de hábitos la vuelva superflua sin causar, por medio alguno, que otra parte se desarrolle mayormente en un grado correspondiente. Inversamente, la selección natural puede producir con éxito el mayor desarrollo de un órgano sin que requiera como compensación necesaria la reducción de alguna parte adyacente’ [...] No puedo pensar, sino que en tal doctrina hay un muy pequeño elemento de verdad y, según la tendencia o el carácter de nuestro pensamiento, podemos considerar las partes coordinadas ora como relacionadas y adaptadas a la *finalidad o función* del todo, ora como relacionadas con o resultantes de *las causas físicas* inherentes al sistema de fuerzas entero al cual el todo ha sido expuesto y bajo cuya influencia ha llegado a existir. (Thompson 1992, 1019-20).³

La controversia acerca de α

Por otro lado —y lo que sigue explica por qué fue necesario excluir a los perros de masa mínima y máxima— no todos los animales crecen isométricamente: en particular, los cuadrúpedos adaptados a la marcha o la carrera suelen crecer de manera que el área de la sección transversal de sus extremidades va engrosando en mayor proporción que la longitud de los huesos conforme aumenta el peso que debe sostener el aparato músculo–esquelético del animal o, como explicaba Galileo: la Naturaleza no puede crear animales muy grandes sin cambiar su estructura.

En tal caso, un argumento biomecánico lleva a concluir que la tasa metabólica basal, μ , debe ser proporcional no a S , la superficie total de contacto con el medio, sino al (promedio) del área de la sección transversal del cuerpo, S_T , y que esta, a su vez, depende alométricamente de la masa M , con exponente tres cuartos; es decir:

$$\mu = aM^{(3/4)}$$

Más aún, hacia 1934, los fisiólogos estadounidenses Kleiber y Brody, experimentando con mamíferos terrestres cuyo tamaño cubría hasta cinco órdenes

3 Las cursivas son del original.

de magnitud (desde minúsculos roedores de 0.03 kg, hasta enormes paquidermos de 1,500 kg), llegaron a la conclusión de que el coeficiente de alometría entre la tasa metabólica basal y la masa corporal era tres cuartos y no dos tercios. Esto es:

$$\mu = aM^{(3/4)}$$

Pero, más allá de las necesidades biomecánicas, y de la posibilidad de que α sea diferente para distintos tipos de organismos, como hemos dicho, durante décadas se dio entre los fisiólogos, una amarga disputa sobre si, para los vertebrados, α es dos tercios o debe ser tres cuartos.

En biología pesquera, por ejemplo, adoptar el primer valor, da resultados muy precisos al modelar el crecimiento de la masa corporal M , mediante la *ecuación de balance metabólico* de Von Bertalanffy (Gutiérrez Sánchez y Sánchez Garduño 2017, 133-136), en la que la razón instantánea de cambio de la masa corporal (la derivada de $M(t)$ respecto al tiempo) es igual a la razón instantánea de cambio de la síntesis de materia orgánica (o anabolismo) —proporcional a la respiración y, de ahí, a la tasa metabólica basal— menos la razón instantánea de cambio de la degradación de la misma materia (o catabolismo), aproximadamente proporcional a la masa misma; de donde:

$$\frac{dM}{dt} = \gamma M^\alpha - \beta M$$

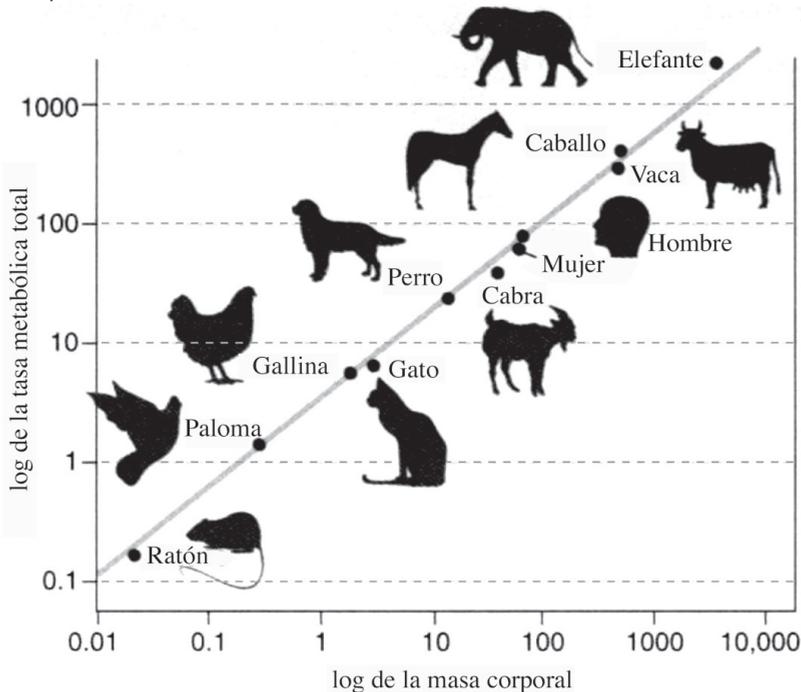
con α igual a dos tercios.

Sin embargo, experimentos recientes con vertebrados terrestres de sangre caliente, refuerzan la propuesta de Kleiber y Brody, como se muestra gráficamente en la figura 1 en la que, en el eje horizontal, se registra el logaritmo de la masa corporal y, en el vertical, el correspondiente logaritmo de la tasa metabólica basal; la recta tiene pendiente aproximadamente igual a tres cuartos.

Una de las consecuencias más importantes de la aplicación del método de la matemática al estudio de la Naturaleza es el descubrimiento de que, en ella, hay parámetros invariantes que juegan un papel fundamental para el desarrollo de ramas enteras del conocimiento: en la física y la química, por ejemplo, la constante de la gravitación universal, la constante de Planck, el número de Avogadro, la velocidad de la luz, etcétera.

Por ello, las controversias, sobre la posibilidad o no de que el coeficiente de alometría del escalamiento de μ respecto de la masa sea una constante, ha conitado el interés no solo de los fisiólogos sino de físicos y matemáticos en búsqueda de razones geométricas y funcionales —es decir, morfofisiológicas— para tratar de deducir la respuesta.

Figura 1: Relación entre el logaritmo de la masa corporal y el logaritmo de la tasa metabólica para diferentes especies.



Fuente: Gutiérrez Sánchez y Sánchez Garduño (2017, figura 2.21, p. 118).

Las redes de distribución y el valor de α

Los argumentos a los que nos referimos en el último párrafo de la sección anterior ponen en juego el estudio, relativamente reciente, de los objetos geométricos autosemejantes; en particular, se reconoce que las redes de distribución de metabolitos y de intercambio de gases son estructuras arborescentes cuyos niveles de ramificación difieren en el tamaño, pero no en la forma. Esta condición morfológica permite abordar el problema del valor de α sobre bases nuevas.

En 1997, West, Brown y Enquist (1997, 122-126) respaldaron la ley de Kleiber para organismos cuyo metabolismo depende de redes de transporte que suministran nutrientes o permiten el intercambio de productos en los diversos procesos celulares. Los autores de este artículo, en 2017, publicaron una versión simplificada del modelo de West *et al.* (1997) reduciendo todo lo posible las hipótesis físicas y basándose en las invariantes fisiológicas y la geometría de las redes de distribución.

No es este lugar para entrar en los detalles de la demostración,⁴ baste decir que se prueba⁵ que α es igual a tres cuartos, sobre la base de las hipótesis o *supuestos simplificadores* que se enuncian a continuación y no ha de olvidarse que todo modelo está limitado por sus propios supuestos:

1. Para que la red abastezca la totalidad del volumen corporal, es necesario que los conductos de la estructura ramificada sean, de un nivel a otro, cada vez más numerosos y, a la vez, más pequeños en longitud y radio si han de llegar a cualquier “diferencial o elemento de volumen” del organismo. Supondremos que la red es autosemejante, es decir:
 - a. El número de ramas en que se bifurca cada conducto es constante.
 - b. Los tubitos disminuyen de tamaño, pero no de forma.
 - c. La suma de las áreas de las secciones transversales de las salidas de cada tubito en cada nivel, se conserva.
2. El volumen total del fluido es constante y proporcional a la masa corporal.
3. La cantidad promedio de fluido que fluye por unidad de área y unidad de tiempo, o gasto promedio, se conserva.
4. En las ramas del extremo final de la red, la superficie y la rapidez de intercambio son constantes.

El resultado anterior da la razón a los partidarios de la ley de Kleiber para organismos donde los supuestos 1 a 4 sean plausibles pero, al revisar las hipótesis simplificadoras y adecuar los argumentos, se puede también explicar la abundancia de leyes de potencia cuyos exponentes de alometría son múltiplos enteros de un cuarto; por ejemplo, el radio y la longitud de la aorta en los vertebrados (cuyas redes de distribución e intercambio son autosemejantes pero pulsátiles) escalan, respectivamente, como la masa corporal a la tres octavos y a la un cuarto. Interdependencias semejantes pueden hallarse asimismo en organismos unicelulares.

Más aún, el modelo puede explicar cómo las restricciones al nivel de los organismos llevan a alometrías de potencias que son múltiplos de un cuarto en otros niveles. Como lo señalan West y sus colaboradores:

⁴ El lector interesado puede hallarlos en Gutiérrez Sánchez y Sánchez Garduño (2017, 99-118).

⁵ Cfr. *Ibid.* (2017, las hipótesis en la p. 102 y la proposición 2.9, p. 115).

Las restricciones derivadas del tamaño corporal sobre las tasas a las cuales los recursos pueden ser tomados del entorno y transportados y transformados dentro del cuerpo, se ramifican para producir escalamientos por potencias múltiples de un cuarto en fenómenos tan diversos como la rapidez y duración del crecimiento y desarrollo embrionario y postembrionario, los intervalos entre cada apareamiento, la edad de la primera reproducción, la longevidad, el tamaño del nido o la madriguera y del territorio propios, la densidad de población y la máxima velocidad de crecimiento poblacional. (West *et al.* 1997, 124).

Esto sugiere nuevos argumentos para explicar, por ejemplo, la escasez de formas distintas⁶ (identificadas taxonómicamente como *phyla*) que la vida se ha dado para existir: si, a la luz del principio de alometría, se considera la gran cantidad de partes funcionalmente interdependientes, la probabilidad de que surjan muchas arquitecturas diferentes es necesariamente muy pequeña.

Finalmente, conviene insistir en la enorme diferencia entre tener una ley empírica —como la que se podría obtener ajustando un polinomio a una serie de datos, lo que no pasa de ser un ejercicio de gabinete— o plantear un modelo dinámico como el descrito arriba: la primera puede ser muy precisa, inmejorable en términos descriptivos, pero cuyo alcance no va más allá de la de los datos de donde se obtiene; en cambio, el modelo permite explicar cómo la geometría y el tamaño influyen y condicionan todos los procesos biológicos y producen que, literalmente, en un ser vivo todo se relacione con todo. Desde luego, esto es una consecuencia de adoptar la visión del mundo que provee la matemática, ciencia de pautas y estructuras que permite representar la realidad, ponerla a nuestra disposición para reflexionar en ella y superar el pasmo ante la maravillosa, pero inteligible y acotada, variabilidad de la vida. ■

Referencias

- Bertalanffy, L. von. 1972. *General system theory. Foundations, development, applications*. Nueva York: George Braziller.
- Gutiérrez Sánchez, J. L. y Sánchez Garduño, F. 2017. *Matemática del crecimiento orgánico. De la alometría al crecimiento estacional*. México: Las prensas de Ciencias, xxxiv + 322 p.
- Miramontes, P. y Gutiérrez Sánchez, J. L. 2002. «El problema de la generación de las formas vivas de Geoffroy Saint-Hilaire a D'Arcy Thompson.» En Sánchez Garduño, F., P. Miramontes y J. L. Gutiérrez, (eds.), *Clásicos de la biología matemática*. México: Siglo XXI-CEIICH-UNAM, 47-66.

⁶ Véase, como introducción al tema, Miramontes y Gutiérrez Sánchez (2002, 47-66).

- Niklas, K. J. 1994. *Plant allometry. The scaling of form and process*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Thompson, D. W. 1992. *On growth and form*. Nueva York: Dover.
- West, G. B., Brown, J. H. y Enquist, B. J. 1997. «A general model for the origin of allometric scaling laws in biology.» *Science*, 276: 122-126, 4 de abril.